

四川早泥盆世植物群的研究*

耿 宝 印

(中国科学院植物研究所, 北京, 100093)

STUDIES ON EARLY DEVONIAN FLORA OF SICHUAN

Geng Bao-yin

(Institute of Botany, Academia Sinica, Beijing 100093)

Abstract An Early Devonian flora from the Pingyiqu Formation of northern Sichuan is described. It contains 13 species in 9 genera. They are *Eogaspesia gracilis*, *Uskiella* sp., *Zosterophyllum myretonianum*, *Z. yunnanicum*, *Z. sichuanense* sp. nov., *Oricilla unilateralis* sp. nov., *Hicklingia* cf. *edwardii*, *Psilophyton* sp., *Drepanophycus spinaetormis*, *D. spinosus*, *D. sp.*, *Leclercqia complexa*, and *Sciadocillus cuneifidus* gen. et sp. nov. The geologic range of the flora is inferred to be Siegenian (probably Upper Gedinnian—Siegenian).

Sciadocillus gen. nov. (Marchantiales?)

Diagnosis: Thalli flattened, composed of a central disc-like structure and radiating wedge-shaped unbranched lobes. Sporangium-like reproductive organs round to elliptic, attached to the upper surface and along the edges of the lobes. Spores trilete.

Type species: *Sciadocillus cuneifidus*

Sciadocillus cuneifidus sp. nov.

Thallus, 4.2mm in diameter, consists of a central disc-like structure, about 1.0mm in diameter, bearing 14 unbranched lobes. Lobes wedge-shaped, 1.5—1.75mm long, 0.75—0.83mm wide at the apex and 0.25mm at the base. Sporangium-like reproductive organs round to elliptic, 0.45—0.50mm long and about 0.4mm wide, without stalks. Spores, spheroidal to subspheroidal, 20—40µm in diameter, trilete, exine smooth, sometimes folded.

Holotype: Plate 7: 53, 54 (counterpart).

Locality: Approximately 800m, in northwest Yanmenba Village, Jiangyou, Sichuan.

Horizon: Lower part of Pingyipu Formation (Upper Gedinnian—Siegenian).

Zosterophyllum Penhallow (1892) (Zosterophyllaceae)

Zosterophyllum sichuanense sp. nov.

* 中国科学院青年奖励研究基金和中国科学院古生物学与古人类学基础学科特别支持费资助项目。

1990.02.06 收稿。

Plant with smooth axes at least 57mm long, 1.6—2.0mm wide, branching unknown. Fertile axes terminate in lax spikes, about 6.5mm wide; spikes with spirally arranged sporangia, three to four gyres. Sporangia borne on stalks, 2.7—3.9mm long and 0.54—0.81mm wide; stalks obliquely inserted on axis, gently curved upwards, in profile often C-shaped with adaxial margins of sporangia; stalk contain vascular strand. Sporangia fan-shaped, often folded in half and margins facing axis, almost triangular in side view, sometimes obovate in abaxial view; dehiscence not observed.

Holotype: Plate 2: 11.

Paratype: Plate 2: 10, 14.

Locality: approximately 800m, northwest Yanmenba Village, Jiangyou, Sichuan.

Horizon: Pingyipu Formation (Siegenian).

Oricilla Gensel (1982) (Zosterophyllaceae)

Oricilla unilateralis sp. nov.

Plants erect. Naked axes at least 76mm long, 1.6—3.2mm wide, branching dichotomous with branching angles 30—60° in fertile regions. Sporangia borne laterally in one row on branches, located above bifurcation, oriented to inside of axis. Stalks not observed. Sporangia probably attached by an extremely short stalk to axis at right angle. Sporangia reniform to elliptical, 2.8—4.0mm wide (\bar{x} = 3.3mm), 2.0—2.5mm high (\bar{x} = 2.3mm), composed of two equal valves, dehiscent along distal margin. Spores subcircular, trilete, 48—58 μ m, in diameter, smooth, with dark area at juncture of trilete rays. Surface covered with tapetal residue.

Holotype: Plate 4: 28.

Paratype: Plate 4: 30—32.

Locality: Approximately 800 m northwest Yanmenba Village, Jiangyou, Sichuan.

Horizon: Pingyipu Formation (Siegenian).

Key words Early Devonian; Vascular plants; Morphological character

摘要 本文首次系统地记述了四川下泥盆统平驿铺组的植物化石, 共计 9 属 13 种, 其中包括一个新属和三个新种。它们分属于苔藓植物(?)和早期维管植物的四大类(Rhyniophytina, Zosterophyllophytina, Trimerophytina 和 Lycophytina)。根据植物组合的面貌, 还讨论了平驿铺组的地质时代相当于欧洲的西根期(Siegenian), 并可能包括部分吉丁期(Gedinnian)和最早的埃姆斯期(Emsian)。

关键词 早泥盆世; 维管植物; 形态特征

一、前 言

泥盆纪出现的植物历来被植物系统学者所瞩目, 早泥盆世作为陆地植物开始迅速发展的重要时期, 当时的植物面貌和进化程度如何, 是人们普遍关注的问题之一。根据以往的报道, 中国早泥盆世陆相、海陆交互相地层发育, 为研究陆地植物的早期发展提供了良好的先决条件。然而, 四川早泥盆世植物大化石的系统性研究始终是个空白。为填补这一空白, 笔者于 1987、1989 年两度赴四川采集标本, 均取得了令人满意的结果。经研究发

现,四川平驿铺组所含化石的丰富程度不亚于研究较详细的云南地区,并可与世界一些著名地区,如美国、缅甸、加拿大魁北克、新不伦瑞克(Gensel and Andrews 1984)的同期植物群相媲美。四川植物群的一个显著特点是出现了一些孢子囊高大于宽的属种,如 *Eogaspesia gracilis*、*Uskiella* sp.、*Hicklingia* cf. *edwardii*,这无疑将有助于对早期陆地植物发展及其地质地理分布的深入研究。

二、产地与层位

植物化石标本采自四川省江油市雁门坝区下泥盆统的平驿铺组。该组为一套石英砂岩夹泥页岩的碎屑岩沉积,总厚 600 余米,下与志留系地层呈微角度不整合接触,上与下泥盆统白柳坪组为连续沉积。本文研究的标本产自石英砂岩所夹泥岩和砂质泥岩中,在本组近底部深灰色泥岩中产 *Sciadocillus cuneifidus*,黄色粉砂质泥岩中产 *Uskiella* sp.、*Drepanophycus* sp.;中下部兰灰色砂质泥岩中产 *Zosterophyllum yunnanicum*、*Z. sichuanense*;中部黄绿色砂质泥岩中产 *Drepanophycus spinaeformis*、*Zosterophyllum myretonianum*、*Eogaspesia gracilis*、*Oricilla unilateralis*、*Psilophyton* sp.;中上部黄色泥岩中产 *Drepanophycus spinosus*、*Hicklingia* cf. *edwardii*;顶部灰白色砂质泥岩中产 *Leclercqia complexa* 等植物化石。此外,本组还有可能属于苔藓植物类的四川古孢体 *Sporogonites sichuanensis* (李星学、蔡重阳 1978)及鱼类化石。关于平驿铺组的地质时代,将在本文最后给予专门的讨论。

三、材料与方法

标本除少量具炭质膜的压型化石外,其余均为印痕化石。对印痕化石,当植物体局部被岩石覆盖时,用不同型号的钢针修整,使其尽可能完全地暴露于表。对压型化石,根据材料的保存状况,主要实施了以下三种方法:(1)原位孢子的处理,采用对孢子囊的撕片法或实体氢氟酸浸解法,然后制片在光学显微镜下观察并照相;(2)石松类小型叶的处理,用移离法获得叶端分叉的三维形态,然后在扫描电镜下观察并照相;(3)小型植物的整体处理,将载有植物体的岩石小块用环氧树脂包埋后,切去看不到植物体一面的多余岩石和树脂,然后置于氢氟酸中,当岩石颗粒完全溶解后,植物体绝大部分已被固定在凹型树脂块中,偶有一些脱落的表皮和孢子取出制片,此后再第二次包埋,将植物体永久封存在树脂中作二面观察之用。

四、系统描述

(一)工蕨属 *Zosterophyllum* Penhallow (1892) (*Zosterophyllaceae*)

米尔顿工蕨 *Z. myretonianum* Penhallow (1892) 图版 1:1—9

植物仅见直立部分。轴光滑,至少 77.3mm 长,0.9—1.8mm 宽,能育区未见分枝,不育区偶见一下垂的小枝可能属 K 型分枝的一部分。能育轴在顶端或亚顶端区具较疏松的孢子囊穗,其上螺旋状排列着 7—9 个(在 27—30mm 间距内)具柄的孢子囊。囊柄 1.2—3.0mm 长,0.5—0.8mm 宽,自穗轴倾斜地向上伸出,直或微弯,其远端与孢子囊基部连接明显,与穗轴的夹角为 30—40°。孢子囊圆至广椭圆形或肾形,2—5mm 宽,2—3mm 高,

沿远端凸边开裂形成对等的两瓣,开裂缘 0.14—0.18mm 宽,没有完好发育的基瓣。孢子赤道轮廓圆至椭圆形,成熟型直径 35—42 μ m,未成熟型直径 15—22 μ m,三射线简单,长度约为孢子半径的 3/5,外壁光滑。孢子表面覆有绒毡层残余物。

Croft 和 Lang (1942)根据工蕨属植物孢子囊在穗轴上的排列方式将其分成两个组: *Platyzosterophyllum* 和 *Euzosterophyllum*,前者孢子囊呈双列,后者孢子囊呈螺旋状排列。其后 Huber (1972)出于命名法的考虑,将它们确定为两个亚属,扁工蕨亚属 *Platyzosterophyllum* 和真工蕨亚属 *Zosterophyllum*。

当前四川标本其孢子囊在穗轴上呈螺旋状排列,将它归入真工蕨亚属是毫无疑问的。它与此亚属中其它种的比较(采用 Edwards (1969b., 1975)提出的种间区分特征)列于表 1。从表 1 中可以看出四川标本在孢子囊的形状与大小、囊柄的嵌入方式、孢子的大小等诸方面均与米尔顿工蕨基本相同。此外,还有如下特征基本一致:孢子囊在穗轴的顶端和基部,形态和大小具有变化;顶端的较小,近圆形;基部的较大,广椭圆形;直立枝分枝稀少;孢子囊排列较疏松,基瓣不发育。所不同的是四川标本在孢子囊与柄的连接处没有形成像 Edwards (1975)在修订米尔顿工蕨时提到的圆顶状(dome shaped)结构。这一结构笔者认为不足以作为区分种的重要特征。另外,从表中可见,四川标本与云南工蕨 *Zosterophyllum yunnanicum* 也颇相似,但不同的是后者孢子囊个体较小,在穗轴上排列较紧密(10—18mm 长的穗具 8—15 个孢子囊);囊柄亦短,而且自穗轴倾斜向上伸出后,在其长度的 1/2—2/3 处急剧回弯平行于穗轴,致使孢子囊呈现出几乎紧贴于轴的状况。据此,四川标本与云南工蕨显然不能视为同种。

四川工蕨(新种) *Z. sichuanense* sp. nov. 图版 2:10—14

植物仅见直立部分。轴光滑,至少 57mm 长,1.6—2mm 宽,其上顶生疏松的孢子囊穗,其下未见任何形式分枝。穗宽 6.5mm,远端缺失,仅保留了 7—8 个呈螺旋状排列的孢子囊,很可能在穗轴的背面岩基内还埋藏着一列孢子囊,共计四列。孢子囊扇形,宽 3—4.3mm,高 1.7—2.3mm,其两翼凸边常向穗轴方向弯曲,侧面观,因折叠而呈近三角形,远轴面观,因向轴弯而呈倒卵形(图版 2:3),开裂可能沿着远端凸边。囊柄长 2.7—3.9mm,宽 0.54—0.81mm,两侧趋于平行,仅在与穗轴接触处略显膨大;它自穗轴向上斜出后弧形弯曲,与孢子囊的近轴边构成“C”型,偶尔可见一条维管束贯穿囊柄通达孢子囊的基部。

真工蕨亚属以孢子囊呈螺旋状排列为特征,目前至少发现 8 个种(含本新种)。本种以孢子囊扇形,两翼凸边近轴向弯曲及柄较长且与孢子囊的近轴边构成“C”型,区别于此亚属中所有其它种。与之近似的仅有澳大利亚工蕨 *Z. australianum* 和匙工蕨 *Z. spathucatum*。前者孢子囊呈扇形,但个体较大(宽 5.5—8mm,高 4—5mm)并且非常紧密地排列在穗轴上;后者孢子囊高大于宽,以致原作者称之为匙形至帚形,此外囊柄以很小角度斜生在轴上,其形态不同于当前标本。

本种孢子囊两翼凸边近轴向弯曲的状态同见于米尔顿工蕨和兰诺弗工蕨 *Z. llanoveranum*。据 Edwards (1969a)推测,此状态是孢子囊在埋藏时受到挤压的结果,因为石化的孢子囊没有呈现折叠,非石化折叠的孢子囊显示出破裂。笔者认为这种解释就孢子囊呈现的折叠状态而言是极为可能的。然而,一个不容忽略的事实是化石中的孢

Table 1 Comparison between the *Zosterophyllum* (subgenus *Zosterophyllum*) species.

Taxon	<i>myretonianum</i>	<i>australianum</i>	<i>rhenanum</i>	<i>yunnanicum</i>	<i>sinense</i>	<i>deciduum</i>	<i>spathulatum</i>	<i>myretonianum</i>
Type-locality	Scotland	Australia	Germany	China	China	Belgium	China	China Sichuan
Age	Gedinnian-Siegenian	Siegenian	Late Gedinnian-lower Emsian	Emsian	Siegenian	Emsian	Emsian	Upper Gedinnian-Siegenian
Sporangial height(mm)	1.7-(2.9)-4.2	4.0-5.0	1.8-5.0	1.3-3.0	3.6-4.2	0.7-(1.23)-1.8	6.0	2.0-3.0
Sporangial width(mm)	2.7-(3.8)-5.0	5.5-8.0	2.6-(5.5)-6.0	1.2-4.0	3.2-3.7	0.7-(1.47)-2.35	5.0	2.0-5.0
Sporangial shape	Circular to oval or reniform	fan-shaped	reniform to elliptical	round to reniform	oval to (wheat grain)	oval to reniform	cochlear	circular to oval or reniform
Stalk insertion	oblique, straight or gently curved	oblique	oblique	oblique	oblique	oblique	oblique, curved	oblique, straight or gently curved
Stalk length(mm)	0.9-(1.2)-2.5	?	2.5-4.3	0.6-2.0	3.0-3.2	0.7-1.0	3.0-4.0	1.2-3.0
Stalk width(mm)	?	?	1.0	0.3-0.8	1.0	0.2-0.75	0.6	0.5-0.8
Axis width(mm)	0.9-(2.0)-3.0	up to 5.0	2.5-3.0	0.6-2.5	1.5-2.0	0.3-1.25	1.0	0.9-1.8
Spores(μm)	25-35	75	?	20-55	?	50-78	?	15-42
Research worker	Edwards, D. (1975)	Lang and Cookson(1930)	Schweitzer (1979)	Cai and Schweizer (1983) Hao S.G. (1985)	Li and Gai(1978)	Gerrienne(1988)	Li and Cai(1978)	

子囊其两翼凸边总是近轴向弯曲,从未出现过远轴向弯曲或折叠。这表明植物在生活时,孢子囊的两翼即向近轴方弯曲形成一定的弧度,以致在埋藏时受到挤压显现出折叠的现象。尽管上述三者在这方面趋于一致,但其它方面则明显不同。米尔顿工蕨与本种的区别在于孢子囊的形状,柄的长短及嵌入方式等;兰诺弗工蕨与本种的差异则在于孢子囊的形状及其排列方式等方面。

云南工蕨 *Z. yunnanicum* Hsu (1966) 图版 2: 15—16

植物仅见直立部分,可能为假单轴式分枝。轴光滑,达 92mm 长,1.3—2mm 宽,顶端生有孢子囊穗,穗下 57mm 处见一能育的侧生分枝,不育枝未见。轴中央有时显示一条细微的纵向炭线,推测可能代表茎的维管束。囊穗长 10—20mm,上端渐尖,基部收缩,其上螺旋状较为紧密地排列着 3—4 列孢子囊。囊亚圆形,宽 1.5—2mm,高与宽近等;囊柄宽 0.5mm,长 1.2—2mm,以极小角度斜生在轴上,直或微弯,以致孢子囊几乎与轴平行。孢子囊沿远端凸边开裂,缘的加厚带宽约 0.2mm。

云南工蕨属于真工蕨亚属,它以孢子囊的形态、大小和囊穗的紧密程度区别于此亚属中其它的种(参见表 1)。根据徐仁(1966)对云南工蕨的原始描述,当前标本在孢子囊的形状与大小、囊穗的形态及紧密程度等方面完全与云南标本一致,只是四川标本中,未见徐仁所描述的等二歧式分枝。然而,根据郝守刚(1985)对云南工蕨的新认识,在它的直立轴上既有二歧式的分枝又有假单轴式的分枝。因此,当前标本应与云南工蕨视为同种。

(二)希氏蕨属 *Hicklingia* Kidston and Lang (1923) (Zosterophyllaceae)

爱德华希氏蕨(相似种) *H. cf. edwardii* Kidston and Lang (1923) 图版 3: 17—21;
图版 7: 59—60

植物体裸露,轴略扁化。二歧式分枝达四次,宽度变化在 1.8—3.5mm 之间;分枝角 30—50°,分枝间距 4—8.5mm;沿分枝轴中央显示一条分叉的炭线可能代表茎的维管束。孢子囊在植物体远端区聚集略呈松散的穗状或沿轴无规律地散布,有时在靠近二歧式分枝点的一侧单个着生(图版 3: 3)。孢子囊正面观广椭圆形,高 3.0mm,宽 2.63mm;侧面观长椭圆形,高 3.3—5.5mm,宽 2.5—3.5mm,没有呈现折叠现象;开裂从囊的一侧到另一侧,分成略不等的两瓣,近轴瓣小于远轴瓣。开裂缘未见明显加厚。囊柄自轴倾斜向上伸出,通常 20—40° 角,直或微弯,长 2.0—3.0mm,宽 0.75—1.6mm,远端略膨大。孢子赤道轮廓近圆形,直径 46—62μm,三射线清楚,长可达赤道边缘,外壁光滑。

希氏蕨属在 Banks (1968) 的分类中属于莱尼蕨亚门 Rhyniophytina, 后经 Edwards (1976) 详细研究,据孢子囊的侧生位置将其改归于工蕨亚门 Zosterophyllophytina。当前标本与其模式种 *H. edwardii* 在许多方面(轴的分枝形式、囊柄的嵌入方式和孢子囊的开裂状态)完全一致。不同之处仅在于前者孢子囊高略大于宽,孢子囊与囊柄的界线为弧形而不像后者为一条横的直线。此外,前者轴略扁化,这或许是生态环境不同造成的。本属另一种 *H. erecta* (Kräusel and Weyland 1929) 由于标本破碎难以进行确切比较。

(三)耳囊蕨属 *Oricilla* Gensel (1982) (zosterophyllaceae)

植物直立。主轴圆柱状、光滑,等或不等二歧式分枝。茎端拳卷。孢子囊肾形或椭圆形,沿远端边开裂,通过短柄垂直于轴地呈双列或单列着生在主轴和侧枝上。孢子同型,三射线。(据 Gensel 1982, 略有改动)

单侧耳囊蕨 *O. unilateralis* sp. nov. 图版 4:28—35; 图版 7: 58

轴裸露, 至少 76mm 长, 1.6—3.2mm 宽, 局部表面具纵向条纹。能育区二歧式分枝达两次, 分枝角 30° — 60° ; 不育区未见分枝。孢子囊肾形或椭圆形, 2.8—4.0mm 宽(平均 3.3mm), 2—2.5mm 高(平均 2.3mm), 沿二歧式分枝点上方侧枝的内侧呈单列着生。囊柄未见。根据孢子囊的着生状态及其沿远端凸边开裂, 推测它很可能具垂直于轴的柄, 但极短。孢子赤道轮廓亚圆形, 直径 $48\text{--}58\mu\text{m}$, 三射线简单, 长度约为孢子半径的 $1/2$; 射线区具一不明显的暗区。孢子外壁光滑, 表面覆有绒毡层残余物。

耳囊蕨属以茎光滑, 孢子囊具短柄成列着生并垂直于轴等特征, 区别于几乎所有的工蕨类植物。唯有 *Gosslingia* 一属在孢子囊的形状、大小和开裂方式等方面与耳囊蕨相类似, 不同的是前者当孢子囊沿轴分布呈单列时仅仅着生于侧枝的外侧。另外, 其二歧式分枝较发育, 并在每个分枝点的下方生有一个腋生突起, 此突起据 Edwards (1970) 解释很可能代表一个分枝的基底, 其分枝不是在埋藏前业已脱落就是在埋藏时受到损失。

当前标本主要以二歧式分枝点下方不具腋生突起区别于 *Gosslingia* 而与耳囊蕨属相同。后者模式种——双列耳囊蕨 *Oricilla bilinearis* 在诸多方面(孢子囊的形状、大小、开裂方式及着生方式等)与当前标本颇为相似, 但不同点有: (1) 后者孢子囊呈单列着生于二歧式分枝的内侧; (2) 后者在分枝点的下方主轴上未见孢子囊着生; (3) 二歧式分枝夹角小于模式种(分枝角近 90°); (4) 后者囊柄不易辨别, 推测极短。

(四) 始加斯佩蕨属 *Eogaspsia* Daber (1960) (Rhyniaceae)**纤细始加斯佩蕨 *E. gracilis* Daber (1960)** 图版 5: 36—40; 图版 7: 61

植物仅见直立部分, 可能具丛生生长的习性。轴光滑、纤细, 宽 0.2—0.7mm, 长至少 52mm, 假单轴式和二歧式分枝。分枝角 10° — 20° , 分枝间距通常 2.3—6.2mm, 枝轴表面有时具微细的断续纵纹, 可能代表伸长的表皮细胞。孢子囊长椭圆形, 高 2.3—2.86mm, 宽 1.42—1.66mm, 未见开裂, 顶生在长短不一的侧枝上。能育侧枝长 3.3—5.2mm, 宽 0.3—0.5mm, 远端与囊柄接触处略膨大, 但接触线不明显。孢子赤道轮廓近圆形, 直径约 $52\mu\text{m}$; 三射线长度约为孢子半径的 $4/7$, 外壁具点穴状结构并有时褶皱。

当前标本与本属模式种——纤细始加斯佩蕨在轴的粗细、分枝形式、分枝角度和孢子囊的形态等方面基本一致或完全一致。不同之处在于前者原位孢子的外壁具点穴状结构而后者外壁光滑。此外, 前者除具二歧式分枝外还呈现出假单轴式分枝的习性, 这在模式种的图版中显示不清, 原作者 Daber 在种的鉴别特征中也未给予明确的描述。但总的看来, 二者在许多方面完全相同, 尽管存在小的差异, 不碍它们视为同种。

(五) *Uskiella* Shute and Edwards (1989) (Rhyniaceae)***Uskiella* sp.** 图版 5: 41—42

植物保存不完整, 仅见能育部分呈二歧式分枝。轴宽 0.16—0.33mm, 表面光滑, 有时沿其中央见一条炭线可能代表维管束。孢子囊顶生, 正面观椭圆形, 高 1.1mm, 宽 0.95mm, 侧面观卵形, 高 0.83mm, 宽 0.63mm; 开裂明显分成相等的两瓣。孢子未见。

Uskiella、*Cooksonia*、*Renalia* 三属在孢子囊的形态、分枝形式等方面较为接近, 前二者与后的主要区别在于 *Renalia* (Gensel 1976) 除具二歧式分枝的侧枝外还具假单轴式分枝的主轴, 此外, 顶生的孢子囊大多为肾形。 *Uskiella* 与 *Cooksonia* 的分枝形式均为二

歧式,但孢子囊的形态有所不同,前者的囊椭圆形高略大于宽,后者的囊圆到肾形宽略大于高。当前标本尽管不完整,但依然能见在二歧式分枝的顶端有高略大于宽的孢子囊,并且显示了一条完全的开裂带将其分成对等的两瓣。因此,当前标本应归于 *Uskiella*,由于标本保存不佳,暂以未定种处理。

(六)裸蕨属 *Psilophyton* (Dawson) Hueber and Banks (1967) (Trimerophytaceae)

裸蕨(未定种) *Psilophyton* sp. 图版 5: 43—44

主轴两端缺失,长至少 83mm,宽 1.0—1.6mm,假单轴式分枝,分枝角 50—80°;枝宽 0.42—0.84mm,远端渐尖。枝与主轴表面均具分布稀疏的刺状突起,长 0.5—1.0mm,顶端尖细,基部略膨大,其与轴的夹角为 50—85°。

当前标本未见生殖器官,就轴的枝形式及轴具刺状突起而言,它相似于裸蕨属植物。然而,在 Banks (1968) 将裸蕨类三分后,其中的工蕨亚门与三枝蕨亚门一样,部分属种的轴上也具小的突起,如 *Sawdonia*、*Discalis*。如果细致地就刺的形态、大小及在轴上的分布疏密程度加以比较,两类植物的属间还是存在一定的差异。*Sawdonia ornata* (Hueber 1971) 和 *Discalis longistipa* (Hao 1989) 的突起顶端略膨大,据推测可能与植物的分泌有关。*Sawdonia acanthotheca* (Gensel et al. 1975) 的突起形态变化较大,从毛状到短粗的三角状。*S. spinosissima* (Schweitzer 1980) 的突起细而长,并且无规律地散布在轴上。反之,当前标本就刺的形态、大小、刺与轴间的夹角及其在轴上的稀疏分布而言,最相近于三枝蕨类的小刺裸蕨 *Psilophyton microspinosum* (Kasper et al. 1974),因而将其归入裸蕨属以未定种处理。

(七)镰蕨属 *Drepanophycus* Goeppert (1852) (Drepanophycaceae)

刺镰蕨 *Drepanophycus spinaeformis* Goeppert (1852) 图版 6: 45—47

植物保存不完整,两端缺失,并且仅为营养体。轴至少长 110mm,宽 2—6mm,呈二歧式分枝,分枝角近 90°,在分枝点附近其中一分枝急剧上弯几乎平行于另一枝。轴表面明显可见一条炭化的中央维管束,宽约 1.0mm。叶镰刀状,略呈宽松的螺旋状排列于轴,长 5—7mm,基部膨大,远端渐尖,表面可见一条细的中脉源于轴中的维管束通达叶端。图版 6: 3 显示的两段残轴着生的叶(?)顶端分叉不止一次,其功能不详。

刺镰蕨是本属模式种,几经研究 (Goeppert 1852; Dawson 1871; Kräusel and Weyland 1935; Croft and Lang 1942; Schweitzer 1980a) 种的范围不断扩大,难免有些混杂,以致于 Fairon-Demaret (1978) 在研究了比利时的标本后,得出的结论是:或许植物的不同部分展示了不同类型的叶和分枝,或许是两种截然不同的植物(种?)被包括在刺镰蕨中。形成如此情况的主要原因是: (1) 大多数标本仅保存了营养体,生殖器官很少发现; (2) 植物的不同生长方式和多种保存状态。由上述可见,生殖器官的发现对于准确地鉴定标本是极为重要的。然而当前标本仅仅保存了营养体,它以二歧式的分枝、镰刀状的叶略呈螺旋状地排列及叶之间呈现较宽的间距为特征,基本符合于 Goeppert 的原始描述,也符合于 Grierson and Hueber (1967) 对本种所下的定义。不同之处在于当前标本的叶略显短粗并且端部下弯,推测这可能与植物的生长部位有关。另外,图版 6: 1—3 展示的标本采自同层,然而图 3 显示的残轴具分叉的叶(?),此点相似于 Schweitzer (1980) 描述的本种根状茎上的根,或许这两段残轴属于植物的匍匐部分。当前标本不同于本属其它种

的特征, *D. gaspianus* (Kräusel and Weyland 1948) 具有紧密规则排列(假轮状)的叶; *D. colophyllus* (Grierson and Banks 1963) 的叶较小, 呈规则的陡角度螺旋状排列; *D. spinosus* 叶形变化较大, Kräusel 和 Weyland (1933) 将其区分为四种类型, 有可能它囊括了不同的种; *D. devonicus* (Schweitzer 1980b) 是一个有疑问的种, 它的孢子囊和刺状突起相似于 *Kaulangiophyton akantha* (Gensel et al. 1969)。

多刺镰蕨 *Drepanophycus spinosus* Krausel and Weyland (1933) 图版 6: 48, 49

标本保存为几段残轴, 未见分枝。轴宽 6.6—8.3mm, 表面可见一条宽约 0.7mm 的中央维管束, 有时偏于轴的一侧。叶刺状, 不规则排列, 长 2.3—5.5mm, 基部略膨大, 顶端尖细, 与轴的夹角 35—70°。生殖器官未见。

当前标本以刺状叶、不规则排列于轴为特征, 紧密相似于 *D. spinosus* 的“typica”型和“elegans”。这两种类型的叶呈不规则地排列, “elegans”型的叶相对较长, 与轴的着生角相对地小, Krausel 和 Weyland 认为区分这两种类型往往是困难的。此外, 当前标本还可与 Grierson 和 Banks (1963) 在 *D. spinosus* 名下描述的标本进行比较, 二者在轴的宽度、叶的形态与大小及叶的排列等方面基本相同。

镰蕨(未定种) *Drepanophycus* sp. 图版 6: 50—52

植物仅见直立部分, 假单轴式分枝, 侧枝二歧式。主轴至少长 55.6mm, 宽 2.5—3.1mm; 侧枝宽约 1.25mm。叶刺状或镰形, 长 1.0—2.5mm, 基部膨大(侧面观三角形), 端部尖细, 与轴的夹角通常为 40—50°, 可能呈螺旋状排列。孢子囊圆形, 直径 0.3—0.35mm, 紧贴于轴, 可能生于叶腋处。

当前标本以细小的茎和假单轴式的分枝明显区别于 *D. spinaeformis*、*D. gaspianus*、*D. spinosus* 和 *D. devonicus*, 与之近似的仅有 *D. colophyllus*。*D. colophyllus* 的轴 4—8.5mm 宽, 叶 3.65mm 长, 均略大于当前标本, 然而二者的叶形几乎完全相同。不同点在于前者的轴为二歧式分枝, 叶呈规则的螺旋状排列, 后者的轴为假单轴式分枝, 叶的排列不易辨别, 可能呈螺旋状排列。此外, 前者生殖器官未见, 后者孢子囊圆形, 可能生于叶腋处。当前标本以轴的大小和分枝形式还类似于工蕨类的 *Sawdonia*, 但后者轴上的突起形状(毛状、短三角状、顶端略膨大的刺状)截然不同于前者。此外, 后者孢子囊具短柄并覆有突起, 而前者囊柄未见。当前标本有可能是一种新的植物, 但因保存欠佳, 某些特征不清楚, 所以暂以未定种置于镰蕨属。

(八) 勒氏蕨属 *Leclercqia* Banks, Bonamo et Geierson (1972) (Protolapidodendraceae)

复杂勒氏蕨 *Leclercqia complexa* Banks, Bonamo et Geierson (1972) 图版 7: 62—64; 图版 8: 65—71

植物直立, 未见分枝。轴长 295mm, 宽 11.3—12.9mm。具有紧密螺旋状排列的叶, 叶脱落后留下略具锥形的纺锤形叶座, 每轮 18—22 个。叶长 3.8—5.3mm, 基部膨大, 侧面观近三角形, 向前渐细, 至叶长的 $1/2$ — $1/3$ 处分叉, 形成 5—7 个裂片, 中央的一个较长, 长达 1.5mm, 顶端渐尖, 两侧的较短, 通常等分成两个小而尖的裂片, 有时在中央和两侧分叉的裂片中间还各有一个裂片; 叶表面有时可见散生的菱形突起, 最宽点约 27 μ m, 脱落后留下直径约 23 μ m 的凹痕; 表皮细胞长条形, 宽 7—11 μ m, 长度不明。孢子囊与叶舌

未见,在叶腹面仅留下椭圆形的凹痕,长 85—87 μm ,宽 50—54 μm ,可能是孢子囊脱落前着生的位置。

勒氏蕨属以叶端多分叉区别于所有其它的早期石松类植物,这在 Banks 等人 (1972) 的文章中已做了较为详尽的比较和讨论。当前标本在叶的形态与大小、叶的排列、孢子囊可能的着生位置等方面与复杂勒氏蕨基本相同,后者叶端分叉 5—7 枚 (Bonamo and Grierson 1981),其中央一枚较长;孢子囊通过一个短柄 (Stewart 1983) 或垫状结构着生在孢子叶的腹面,开裂平行于叶的中轴线;初生木质部外始式,具 14—18 条原生木质部纵脊。这个种在原始鳞木科中是研究最为清楚的一个种,据 Grierson 和 Bonamo (1979) 报道,在孢子叶和营养叶的近轴面均具有一个叶舌。当前标本与之不同的是: (1) 直立轴未见分枝而且较粗,具有紧密螺旋状排列的叶每轮 18—22 个 (勒氏蕨每轮 8—10 个),据推测当前标本有可能属于植物体的下部; (2) 叶的表面具散生的微小菱形突起,脱落后留下了小的凹痕,这在勒氏蕨的叶上没有见到或许根本不存在。当前标本由于保存欠佳,在茎的内部结构、孢子囊的形状及叶舌的有无方面情况不明,所以目前仅能根据叶形这一典型鉴别特征将其归于本属模式种,复杂勒氏蕨。

(九) 小伞属 *Sciadocillus* gen. nov. (Marchantiales?)

叶状体扁平,由一中心结构和辐射状的楔形裂片构成。裂片不分叉,远端具一圆或椭圆形的生殖结构,无柄。孢子三射线。

模式种: *Sciadocillus cuneifidus*

楔裂小伞 *Sciadocillus cuneifidus* sp. nov. 图版 7: 53—57

叶状体扁平,直径 4.2mm,由一圆形中心结构和 14 枚辐射状楔形裂片构成。中心结构直径 1.0mm,其上着生的楔形裂片不分叉,长 1.5—1.75mm,远端宽 0.75—0.83mm,基部宽约 0.25mm。生殖结构圆或椭圆形,长 0.45—0.50mm,宽 0.4mm,无柄,位于裂片远端近缘处。孢子赤道轮廓圆至亚圆形,直径 20—40 μm ,三射线,长度约为孢子半径的 4/5,外壁光滑,有时可见褶皱。

当前标本的外部形态类似于中泥盆世出现的 *Ricciellopsis* 和 *Sciadophytopsis*。这两种植物, Istchenko 等人 (1979) 认为很可能是苔纲地钱目的成员, Meyen (1987) 则认为它们可能是原蕨植物 (pro-pterid ophyta) 的配子体。当前标本与这两属的区别是前者楔形裂片不分叉,后二者楔形裂片二歧式分叉 1—2 次。此外, *Sciadophytopsis* 可能的孢子体 (未见孢子) 具一短柄, *Ricciellopsis* 可能的孢子体为凸出表面的球形结构 (未见孢子), 直径 1.3—1.8mm, 当前标本与之不同的是孢子体小而无柄,并且确有原位孢子。除上述外,当前标本与早泥盆世出现的 *Sciadophyton* 进行比较,这植物在一中央圆盘状的结构上辐射状地着生了许多维管化的分枝轴,一些轴的顶端具一碗状结构, Schweitzer (1980c, 1981) 和 Remy 等 (1980) 认为它代表了配子托,其中的圆形体代表了配子囊。楔裂小伞与之不同的是楔形裂片未见维管化,也没有二歧式的分叉,靠近远端具有的是产生三射线孢子的生殖器官。

五、植物群的时代

四川植物群经本次研究共有 13 个种,它们分属于苔藓类(?)和早期维管植物的四大

类(Rhyniophytina、Zosterophyllophytina、Trimerophytina、Lycophytina)。根据 Banks (1980)提出的晚志留世到泥盆纪的化石植物组合带,四川植物群呈现的总体面貌近似于他的带Ⅱ和Ⅲ,即 Gedinnian—Emsian 期的带,然而这两个带略显粗宽,显然不利于植物群间的详细对比。1981 年 Banks 又提出了早期维管植物某些特征出现的时间表,根据这个表,四川植物群的时代当属于 Siegenian 期,此期首次并存了 Rhyniophytina、Zosterophyllophytina、Trimerophytina 和 Lycophytina 四大类植物。进入 Emsian 期 Trimerophytina 植物则明显增加,如 *Trimerophyton*、*Pertica* 和 *Psilophyton*,并可能出现了异孢植物,如 *Chaleuria* (Andrews, Gensel and Forbes 1974)。

中国早泥盆世植物组合带由李星学和蔡重阳(1978)所建,相当于 Siegenian 期的带Ⅱ为 *Zosterophyllum myretonianum*—*Z. australianum* 组合。这个组合的建立是基于云南曲靖桂家屯组和云南文山坡松冲组所含的植物化石。根据较新的资料(方润森等 1985)桂家屯组既有米尔顿工蕨又有刺镰蕨,这两种植物均出现在四川植物群中。此外,坡松冲组除含有许多属于工蕨类的属种外,还有多种石松类植物(待发表),其中一种与本文暂定的 *Drepanophycus* sp. 形态极为相似,它们很可能同属一种新的植物。

四川植物群所处的平驿铺组地层中,据报道(刘玉海 1973; 潘江、王士涛 1975, 1978)发现了鱼类的 7 个种分属于如下的 6 个属: *Dongfangaspis*、*Lungmenshanaspis*、*Neopetalichthys*、*Sanchiaspis*、*Sichuanaspis*、*Xinanpetalichthys*。后经王俊卿(1984)对中国泥盆纪鱼类出现的时间及其地理分布的综合性研究,认为平驿铺组鱼群的时代相当于 Siegenian 期,并可能包括了 Gedinnian 期的一部分。

本文植物群的产地在地质构造上属唐王寨向斜的东翼,其西翼近几年研究较详,两地下泥盆统的平驿铺组均与下伏的志留系呈不整合接触,而与上覆的白柳坪组为连续沉积。据侯鸿飞等人(1988)的研究,西翼的平驿铺组时代大致相当于 Gedinnian 至 Siegenian 期。由于他们未对该组的大植物化石进行深入的研究,所以难于以此进行确切的对比。然而,因唐王寨向斜的两翼地层层序相似,又距离较近(大约 60 公里),所以具有一定的参考价值。

这里需要提及的是,本植物群中的两个种, *Eogaspesia gracilis* 和 *Leclercqia complexa* 在国外首次出现在 Emsian 期,而后者还可上延到中泥盆世的 Givetian 期,对于它们在平驿铺组的出现可做如下的解释,或许它们在 Siegenian 期业已存在,或许平驿铺组的时代包括了早 Emsian 期。

综上所述,四川植物群所处的下泥盆统平驿铺组的地质时代相当于欧洲的 Siegenian 期,并可能包括部分 Gedinnian 期和最早的 Emsian 期。

六、植物群的研究意义

(一)为早泥盆世植物地理研究提供了依据

在早泥盆世全球分布有六大古陆(即: Baltica, Siberia, China, Gondwana, Laurentia, Kazakhstania) (Scotese et al. 1979)。中国古陆(中国、日本、南亚、马来西亚)当时位于赤道附近的低纬度区,具有温暖潮湿的热带—亚热带气候(Raymond et al. 1985)。这无疑有利于植物的生存与发展。

中国早泥盆世植物的产地主要集中在华南区,基本处于当时的扬子古陆边缘。目前研究较详的主要有云南的曲靖和文山以及本文研究的四川龙门山区,这一地区植物组合的共同点是蕨类(以 *Zosterophyllum* 为代表)、石松类(以 *Drepanophycus* 为代表)植物占优势,这也基本反映了中国早泥盆世植物群的特点。

Zosterophyllum、*Drepanophycus* 作为各古陆之间的纽带,在世界上有着广泛的分布,一般多集中在古北纬 30° —古南纬 30° 之间的区域内。然而,不尽相同的是各陆块除具有共同的植物外,还各自显现了本区独特的植物面貌。由此可以推论在早泥盆世(特别是中晚期)世界上已呈现了较为明显的植物地理分区。四川植物群的研究目的之一就是为进行全球性古植物地理学研究提供可靠的依据。

(二)为研究早期陆地植物的发展奠定基础

在早泥盆世并存着两条主要的维管植物进化线:一条是蕨植物(*Zosterophyllophytes*)—石松植物(*Lycophytes*)进化线,另一条是莱尼蕨植物(*Rhyniophytes*)—三枝蕨植物(*Trimerophytes*)进化线。根据近期的资料表明,在早泥盆世还出现了两种具有重要意义的非维管陆地植物 *Nothia* 和 *Aglaophyton*, 它们的共同特点是茎中缺乏真正的管胞(Edwards et al.1986),但前者的外部形态相似于蕨植物,后者的外部形态相似于莱尼蕨植物(Edwards 1986)。由此 Grane(1989)提出了管胞异源说,并推论所有的维管植物不可能是一个单源发生的类群,它们可能处于苔藓植物的阶段,即各自独立地向前发展。这种依据新资料阐述的新观点是否符合早期陆地植物发展的客观规律,有待于今后根据新发现的材料做进一步的深入研究。基于上述,本文研究了四川植物群,首次证实了在中国华南早泥盆世确有莱尼蕨类的存在,如 *Eogaspesia*、*Uskiella*。此外,在平驿铺组近底部还发现了很可能属于苔藓植物的 *Sciadocillus cuneifidus*。这为研究早期陆地植物在中国的发展奠定了基础。

参 考 文 献

- [1] 王俊卿,1984:我国泥盆纪鱼类的分布、组合和性质。古脊椎动物学报,22(3):219—229。
- [2] 方润森等,1985:云南曲靖地区中志留世—早泥盆世地层及古生物。云南人民出版社,昆明。
- [3] 刘玉海,1973:川滇泥盆纪的多鳃鱼和大瓣鱼化石。古脊椎动物与古人类,11(2):132—143。
- [4] 李星学、蔡重阳,1977:中国西南地区早泥盆世蕨化石。古生物学报,16(1):12—36。
- [5] ————1978:西南地区早泥盆世地层的一个标准剖面及其植物组合的划分与对比。地质学报,52(1):1—11。
- [6] 郝守刚,1985:对云南蕨类的新认识。植物学报,27(5):545—549。
- [7] 徐仁,1966:云南泥盆纪植物化石和其在该区泥盆系地层划分上的意义。植物学报,14(1):50—69。
- [8] 侯鸿飞主编,1988:四川龙门山地区泥盆纪地层古生物及沉积相。地质出版社,北京。
- [9] 潘江、王士涛,1975:中国南方早泥盆世无颌类及鱼类化石,地层古生物论文集 I。地质出版社,北京。135—169。
- [10] ————1978:中国南方泥盆纪无颌类及鱼类化石,华南泥盆系会议论文集。地质出版社,北京。298—333。
- [11] Andrews, H. N., Gensel, P. G. and Fobers, W. H. 1974: An apparently heterosporous plant from the Middle Devonian of New Brunswick. *Palaeontology*, 17: 387—408。
- [12] Banks, H. P. 1968: The early history of land plants. In: Drake, E. T. (ed.) *Evolution and Environment*. Yale University Press, New Haven. 73—107。
- [13] ————, 1980: Floral assemblages in the Siluro-Devonian. In Dilcher, D. L. and Taylor, T. N. (eds.): *Biostratigraphy of fossil plants*. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg. pp. 1—24。
- [14] ————, 1981: Time of appearance of some plant biocharacters during Siluro-Devonian time. *Canad. J. Bot.* 59

- (7): 1292—1296.
- [15] ———, Bonamo, P. M. and Grierson, J. D. 1972: *Leclercqia complexa* gen. et sp. nov., a new lycopod from the late Middle Devonian of eastern New York. *Rev. Palaeobot. Palynol.* **14**: 19—40.
- [16] Cai, C. Y. and Schweitzer, H. J. 1983: *Über Zosterophyllum yunnanicum* Hsu aus dem Unterdevons Südkinas. *Palaeontographica Abt. B* **185**(1-3): 1—10.
- [17] Crane, P. R. 1989: Patterns of evolution and extinction in vascular plants. In Allen, K. C. and Briggs, D.E.C. (eds.): *Evolution and the fossil record*. Belhaven Press, London. 153—187.
- [18] Croft, W. N. and Lang, W. H. 1942: The Lower Devonian flora of the Senni Beds of Monmouthshire and Breconshire. *Philos. Trans. R. Soc. London*, **B 231**: 131—163.
- [19] Bonamo, P. M. and Grierson, J. D. 1981: Leaf variation in *Leclercqia complexa* and its possible significance. *Bot. Soc. Amer. Mis. Series*, **160**: 42.
- [20] Daber, R. 1960: *Eogospesia gracilis* n.g.n. sp. *Geologie*, **9**: 418—425.
- [21] Edwards, D. 1969: Further observation on *Zosterophyllum llanoveranum* from the Lower Devonian of South Wales. *Am. J. Bot.* **56**: 201—210.
- [22] ———, 1969b: *Zosterophyllum* from the Lower Old Red Sandstone of South Wales. *New Phytol.* **68**: 923—931.
- [23] ———, 1970: Further observations on the Lower Devonian plant, *Gosslingia breconensis* Heard. *Philos. Trans. R. Soc. London*, **258B**: 225—243.
- [24] ———, 1975: Some observations on the fertile parts of *Zosterophyllum myretonianum* Penhallow from the Lower Old Red Sandstone of Scotland. *Trans. R. Soc. Edinburgh*, **69**(11): 251—265.
- [25] ———, 1976: The systematic position of *Hicklingia edwardii* Kidston and Lang. *New Phytol.* **76**: 173—181.
- [26] ———, and Edwards, D. S. 1986: A reconsideration of the Rhyniophytina Banks. In Spicer, R. A. and Thomas B. A. (eds.): *Systematic and taxonomic approaches in palaeobotany*. Clarendon Press, Oxford. 197—220.
- [27] Edwards, D.S. 1986: *Aglaophyton major*, a non-vascular land plant from the Devonian Rhynie Chert. *Bot. j. Linn. Soc.* **93**: 173—204.
- [28] Fairon-Demaret, M. 1978: Observations nouvelles sur les axes végétatifs de *Drepanophycus spinaeformis* Goppert de Emsien Inferieur des Nouvelles Carrieres de Dave, Belgique. *Rev. Palaeobot. Palynol.* **26**: 9—20.
- [29] Gensel, P. G. 1982: *Oricilla*, a new genus referable to *Zosterophyllophytes* from the late Early Devonian of northern New Brunswick. *Rev. Palaeobot. Palynol.* **37**: 345—359.
- [30] ———, Kasper, A. and Andrews, H. N. 1969: *Kaulangiophyton*, a new genus of plants from the Devonian of Maine. *Bull. Torrey Bot. Club*, **96**: 265—276.
- [31] ———, Andrews, H. N. and Forbes, W. H. 1975: A new species of *Sawdonia* with notes on the origin of microphylls and lateral sporangia. *Bot. Gaz.* **136**: 50—62.
- [32] ———, and Andrews, H. N. 1984: *Plant life in the Devonian*. Praeger Publishers, New York. 332—334.
- [33] ———, Gerrienne, P. 1988: Early Devonian plant remains from Marchin (North of Dinant Synclorium, Belgium), I. *Zosterophyllum deciduum* sp. nov. *Rev. Palaeobot. palynol.* **55**: 317—335.
- [34] Goppert, H. R. 1852: Fossile flora des Übergangsgebirges. *Nova Acta Leopoldina*, **22**: 1—299.
- [35] Grierson, J. D. and Banks, H. P. 1963: Lycopods of the Devonian of New York State. *Palaeontograph. Amer.* **4** (31): 219—295.
- [36] ———, and Hueber, F. M. 1967: Devonian lycopods from Northern New Brunswick. In Oswald, D.H (ed.) *Int. Symp. Devonian System*. Alberta Soc. Petroleum Geol., Calgary. **2**: 823—836.
- [37] ———, and Bonamo, P. M. 1979: *Leclercqia complexa*: earliest ligulate lycopod (Middle Devonian) *Amer. J. Bot.* **66**: 474—476.
- [38] Hao, S. G., 1989: A new *Zosterophyll* from the Lower Devonian (Siegenian) of Yunnan, China. *Rev. palaeobot. Palynol.* **57**: 155—171.
- [39] Huber, F. M. 1971: *Sawdonia ornata*: a new name for *Psilophyton princeps* var. *ornatum*. *Taxon*, **20**: 641—642.
- [40] ———, 1972: *Rebuchia ovata*, its vegetative morphology and classification with the *Zosterophyllophytina*. *Rev. Palaeobot. Palynol.* **14**: 113—127.
- [41] ———, Istchenko, T. A. and Shlyakov, R. N. 1979: Marchantialean liverworts from the Middle Devonian of podolia. *paleontol. Zhurn.* **3**: 114—125.

- [42] Kasper, A. E., Andrews, H. N. and Forbes, W. H. 1974: New fertile species of *Psilophyton* from the Devonian of Maine. *Am. J. Bot.* **61**: 339—359.
- [43] Kidston, R. and Lang, W. H. 1923: Notes on fossil plants from the Old Red Sandstone of Scotland. I. *Hicklingia edwardii* Kidston and Lang. *Trans. Roy. Soc. Edinb.* **53**: 405.
- [44] Kräusel, R. and Weyland, H. 1929: Beiträge zur Kenntnis der Devonflora. III. Abh. *Senckenb. Naturf. Ges.* **41**: 315—360.
- [45] ———, 1935: Neue Pflanzenfunde in rheinischen Unterdevon. *Palaeontographica* **80B**: 171—190.
- [46] ———, 1948: Pflanzenreste aus dem Devon XIII. Die Devon floren Belgiens und des Rheinlandes, nebst Bemerkungen zu Einigen ihrer. *Senckenbergiana*, **29**: 77—99.
- [47] Lang, W. H. and Cookson, I. C. 1930: Some fossil plants of early Devonian type from Walhalla Series, Victoria, Australia. *Philos. Trans. R. Soc. London B* **219**: 133—163.
- [48] Meyen, S. V. 1987: Fundamentals of Palaeobotany. Cambridge University press, London, 59.
- [49] Raymond, A., Parker, W. C. and Barrett, S. F. 1985: Early Devonian Phytogeography In Tiffney, B. H. (ed.): Geological factors and the evolution of plants. Yale University press, New Havne and London.
- [50] Remy, W., Remy, R., Hass, H., Schultka, St. and Franzmeyer, F. 1980: *Sciadophyton* Steinmannein a Gametophyt aus dem Siegen. *Argumenta Palaeobotanica* **6**: 73—94.
- [51] Schweitzer, H. J. 1979: Die Zosterophyllaceae der rheinischen Unterdevons. *Bonn. Palaeobot. Mitt.* **3**: 1—32.
- [52] Schweitzer, H. J. 1980a: Über *Drepanophycus spinaeformis* Goeppert. *Bonn. Palaeobot. Mitt.* **7**: 1—29.
- [53] ———, 1980b: Über *Taeniophyton inopinatum*, *Protolycopodites devonicus* und *Cladoxycon scoparium* aus dem Mitteldevon von Wuppertal. *Palaeontographica*, Abt. B. **173**: 1—25.
- [54] ———, 1980c: Die Gattungen *Taeniocrada* Whute und *Sciadophyton* Steinmann in Unterdevon des Rheinlandes. *Bonn. Palaeobot. Mitt.* **5**: 1—38.
- [55] ———, 1981: Der Generationswechsel rheinischer Psilophyten. *Bonn. Palaeobot. Mitt.* **8**: 1—19.
- [56] Scotese, A. M., Bambach, R. K., Barton, C., Vander-Voo, R. and Ziegler, A. M. 1979: Paleozoic Base Maps. *Journ. Geol.* **87**(3): 217—277.
- [57] Shute, C. H. and Edwards, D. 1989: A new rhyniopsid with novel sporangium organization from the Lower Devonian of South Wales. *Bot. J. Linn Soc.* **100**: 111—137.
- [58] Stewart, W. N. 1983: Paleobotany and the evolution of plants. Cambridge University Press, Cambridge. 93.

Explanation of plates

Figured specimens are housed at the "Institute of Botany, Academia Sinica".

Plate 1: 1—9. *Zosterophyllum myretonianum* 1—3. Scale bar = 10mm; 4—6. scale bar = 1.0mm; 7—9. scale bar = 20 μ m. 1. Fertile axes with spirally inserted sporangia; 8321. 2. Lower part of axis showing a little lateral branch (arrow); 8321 counterpart. 3. Specime showing some parallel axes; 8322. 4. Enlargement of a portion of 3 to show a biconvex sporangium. 5. Enlargement of a portion of 1 to show dehiscing sporangium. 6. Enlargement of sporangium seen in 1 showing clearly junction between stalk and sporangium. 7—8. Spores from sporangium. 9. Sporemass from sporangium.

Plate 2: 10—14. *Zosterophyllum sichuanense* sp. nov.; 15—16. *Zosterophyllum yunnanicum* 10—11, 15. Scale bar = 5mm; 12—14, 16. scale bar = 1.0mm. 10. Fertile axis; 8323 paratype. 11. Holotype showing spirally inserted sporangia, 8324. 12. Enlargement of part of 11 to show obovate sporangium in abaxial view. 13. Sporangia in profile showing almost triangular outline; counterpart of 8324. 14. A small spike showing fan-shaped sporangia in face view; 8325. 15. Axis with sporangium-bearing lateral branch; 8326. 16. Enlargement of part of 15 to show subcircular sporangium.

Plate 3: 17—27. *Hicklingia* cf. *edwardii* 17—21, 24. Scale bar = 5mm; 22—23, 25—27. scale bar = 1.0mm. 17. Fertile axis with dichotomous branching; 8327. 18. Fertile axis with lateral attachment of sporangia; 8328. 19. Axis showing a detached sporangium alongside branching point; 8329. 20. Tip of spike showing complete terminal sporangium; 8330. 21. Sporangia showing dehiscence; 8331. 22. Sporangium in side view; 8332. 23. Enlargement of sporangium of 19 showing junction between stalk and sporangium. 24. Sporangia showing dehiscence; 8333. 25—27. Sporangium showing dehiscence, dividing into two unequal segments; 8334—8336.

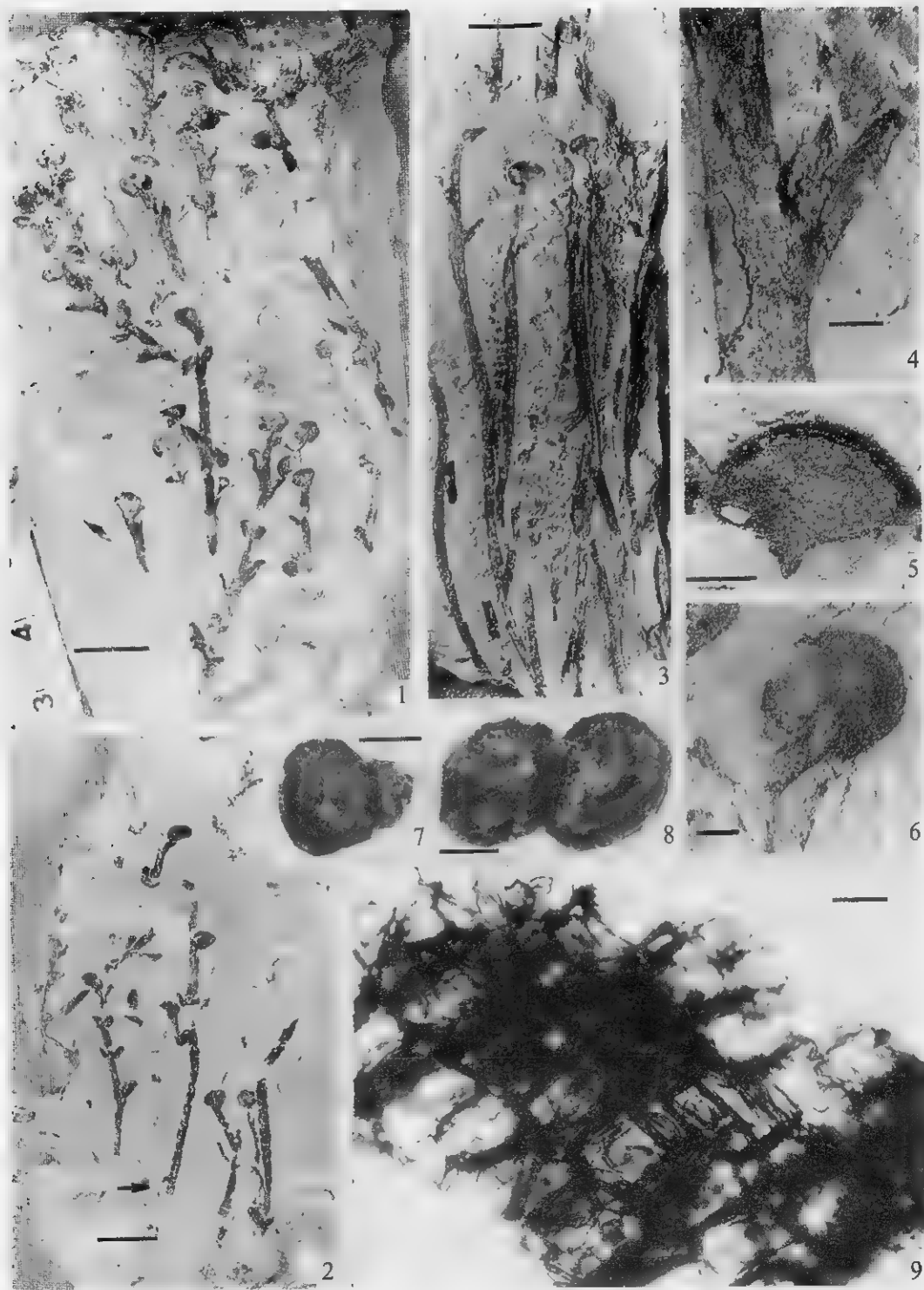
Plate 4: *Oricilla unilateralis* sp. nov. 28—32. Scale bar = 5mm; 33—35. scale bar = 1.0mm. 28. Holotype with sporangium-bearing dichotomous branching; 8337. 29. Enlargement of part of 28 to show two rows of lateral sporangia inside of dichotomous branches. 30—31. Fertile axes with sporangia; 8338—8339. 32. Specimen with a branched axis showing sporangia above branching; 8340. 33. Sporangium showing dehiscence along margins; 8341. 34. Enlargement part of 31 to show sporangium and bump on axis surface. 35. Enlargement of sporangium of 32 to show its attachment and size in relation to axis.

plate 5 36 40. *Eogaspesia gracilis*; 41 42. *Uskiella* sp.; 43—44. *Psilophyton* sp. 36, 40. Scale bar = 5mm; 37 39, 41, 44. scale = 1.0mm; 42. scale bar = 0.5mm; 43. scale bar = 10mm. 36. Branched axes with terminal sporangia; 8342. 37. Enlargement of part of 36 to show sporangia terminate shorter lateral branches. 38 Enlargement of part of 36 to show shape of sporangium. 39. Enlargement of part of 40 to show two lateral branches, left one with sporangium. 40. Axes with dichotomous and pseudomonopodial branching; 8343. 41. Axis with terminal sporangia; 42. Enlargement of sporangium of 41 to show dehiscence. 43. Vegetative axes with lateral branches; 8345. 44. Enlargement of part of 43 to show spines.

Plate 6: 45—47. *Drepanophycus spinaeformis*; 48—49. *Drepanophycus spinosus*; 50—52. *Drepanophycus* sp. 45—50, 52. Scale bar = 10mm. 51. scale bar = 1mm. 45. Axis with dichotomous branching; 8346. 46. Axis with widely spaced spiral leaves; 8347. 47. Axes with bifurcated leaf (rhizine?); 8348. 48. Axes with spiny leaves; 8349. 49. Axis with longer spiny leaves; 8350. 50. Axes with falcate leaves; 8351. 51. Enlargement of part of 52 to show circular sporangia on axis surface. 52. Axis with pseudomonopodial and dichotomous branching; 8352.

Plate 7: 53—57. *Sciadocillus cuneifidus* gen. et sp. nov.; 58. *Oricilla unilateralis*; 59—60. *Hicklingia* cf. *edwardii* 61. *Eogaspesia gracilis*; 62—64. *Leclercqia complexa*. 53. Holotype with a rounded central structure and radiating wedge-shaped lobes; 8353; scale bar = 1.0mm. 54. Transfer preparation that has exposed sporangium-like body on surface along edges of lobes; 8353 counterpart; scale bar = 1.0mm. 55—56. Spores from sporangium-like body; scale bar = 20 μ m. 57. Spore and wall cells of sporangium-like body; scale bar = 50 μ m. 58. Spore; scale bar = 10 μ m. 59. Spore; scale bar = 20 μ m. 60. Spore; scale bar = 10 μ m. 61. Spore; scale bar = 10 μ m. 62. Axis with spirally leaves; 8354. scale bar = 5mm. 63. Enlargement of part of 62 to show leaf with five segments; scale bar = 1.0mm. 64. Unbranching axis with spirally attached leaves; scale bar = 15mm. 8355.

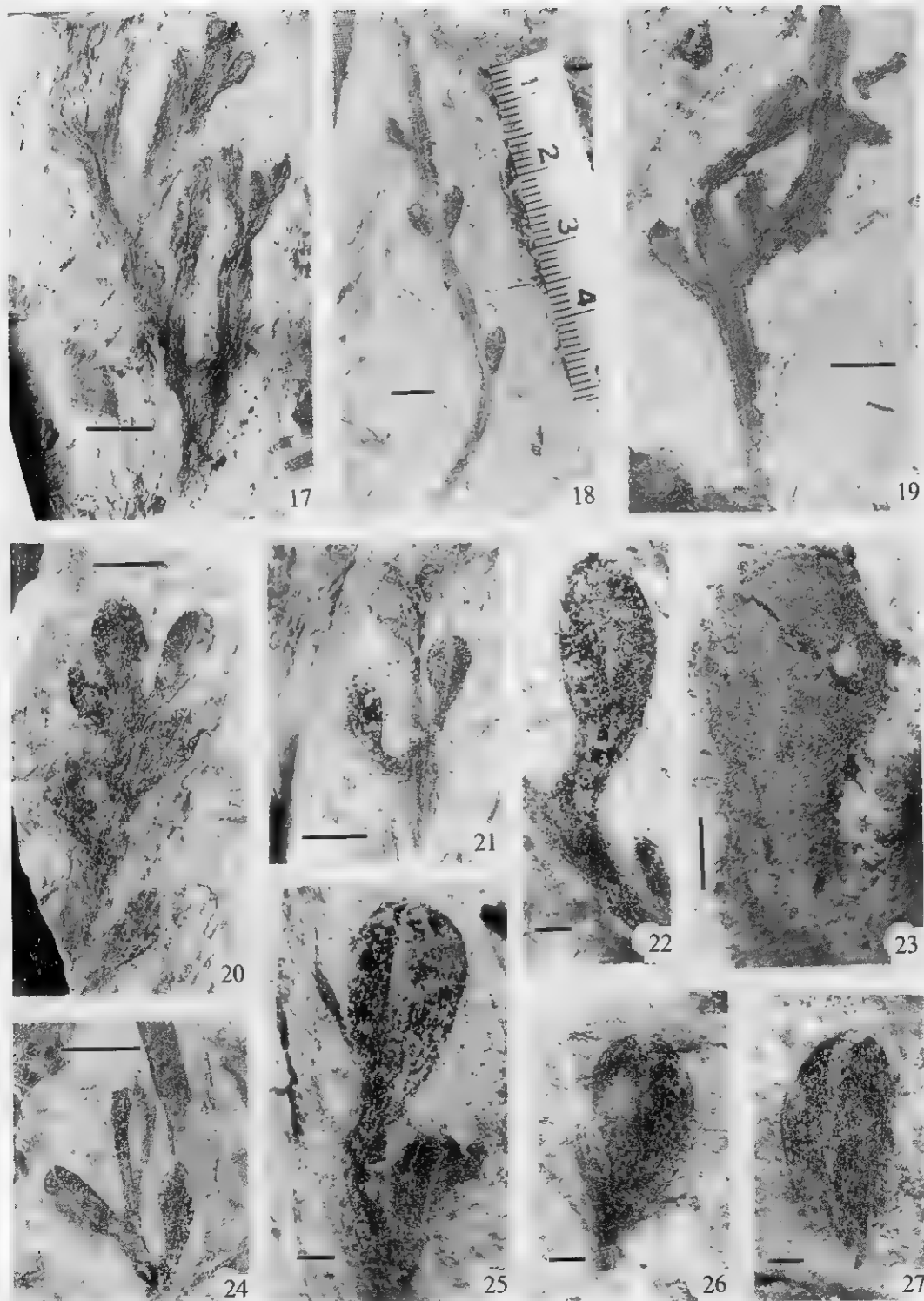
Plate 8: 65—71. *Leclercqia complexa* 65. Macerated leaf with processes on its surface; scale bar = 100 μ m. 66. Enlargement of part of 65 to show at least six segments on rip of leaf; scale bar = 50 μ m. 67. A depression occurs on adaxial surface of leaf, presumably marking position of attachment of sporangium scale bar = 100 μ m. 68. Enlargement of part of 67 to show top of leaf; scale bar = 50 μ m. 69. Leaf with rhomboid processes scattered on its surface; scale bar = 20 μ m. 70. Leaf showing elongate epidermal cells; scale bar = 20 μ m. 71. Some little depressions occurring on surface of leaf; scale bar = 50 μ m.



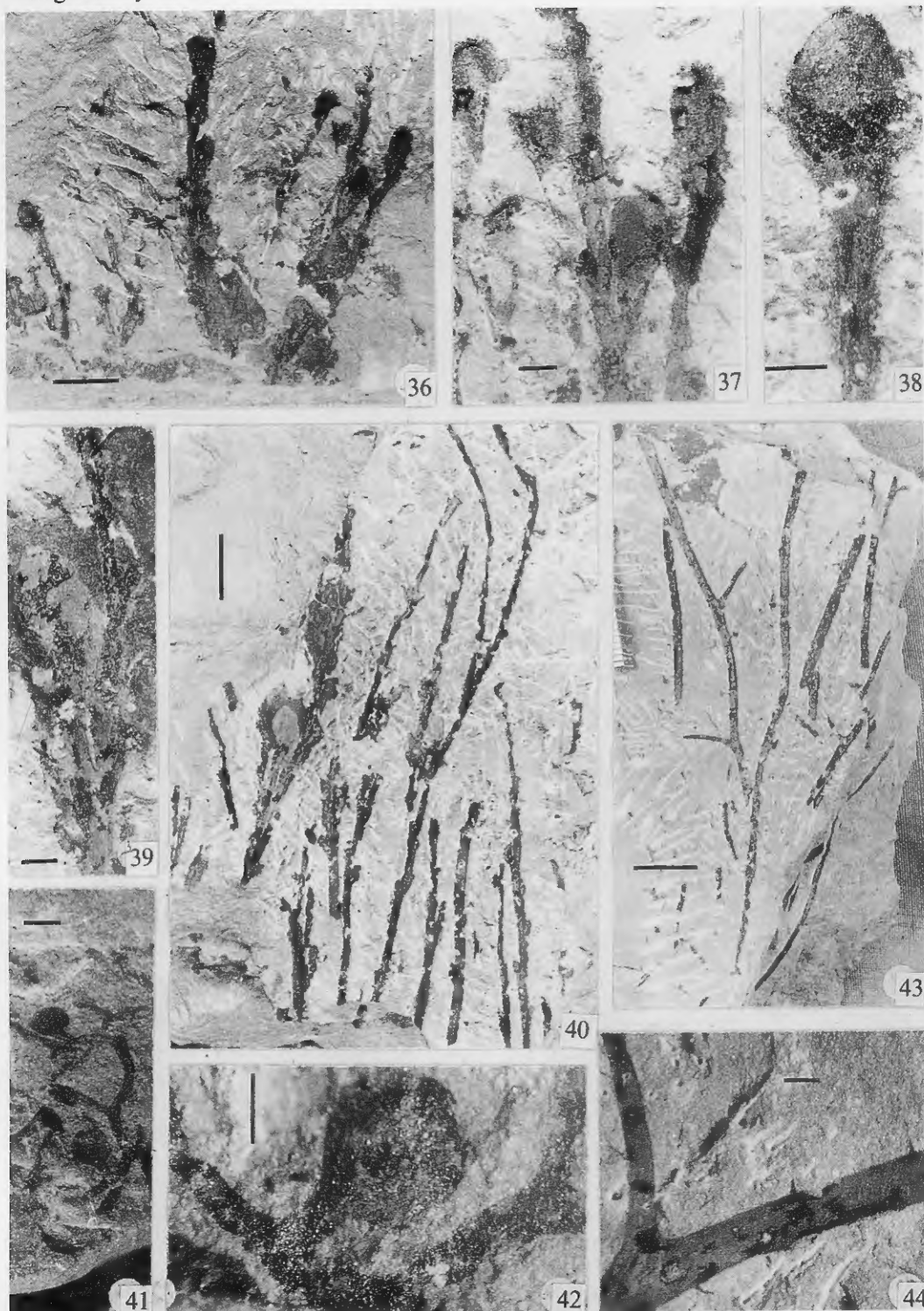
see explanation at the end of text

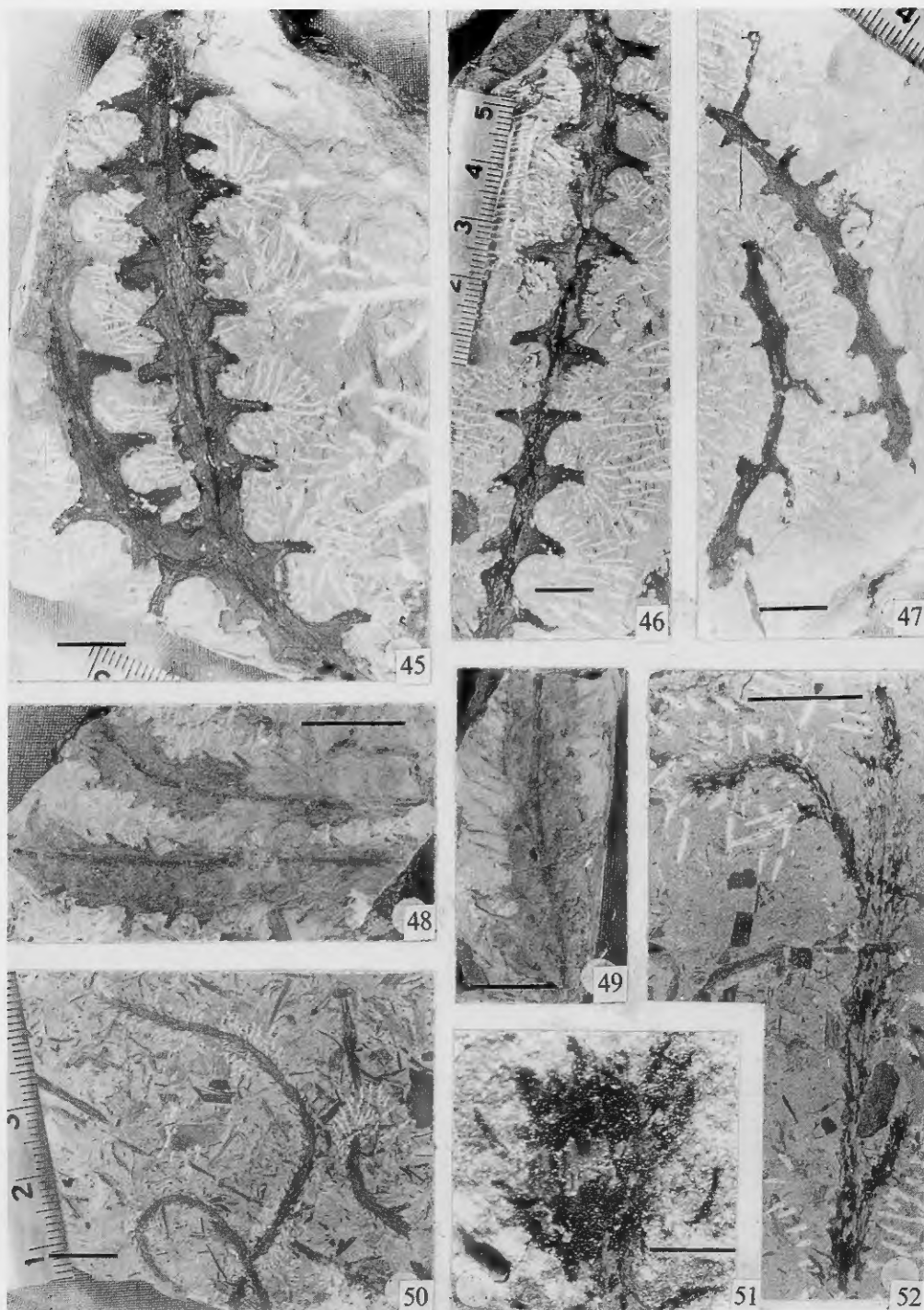


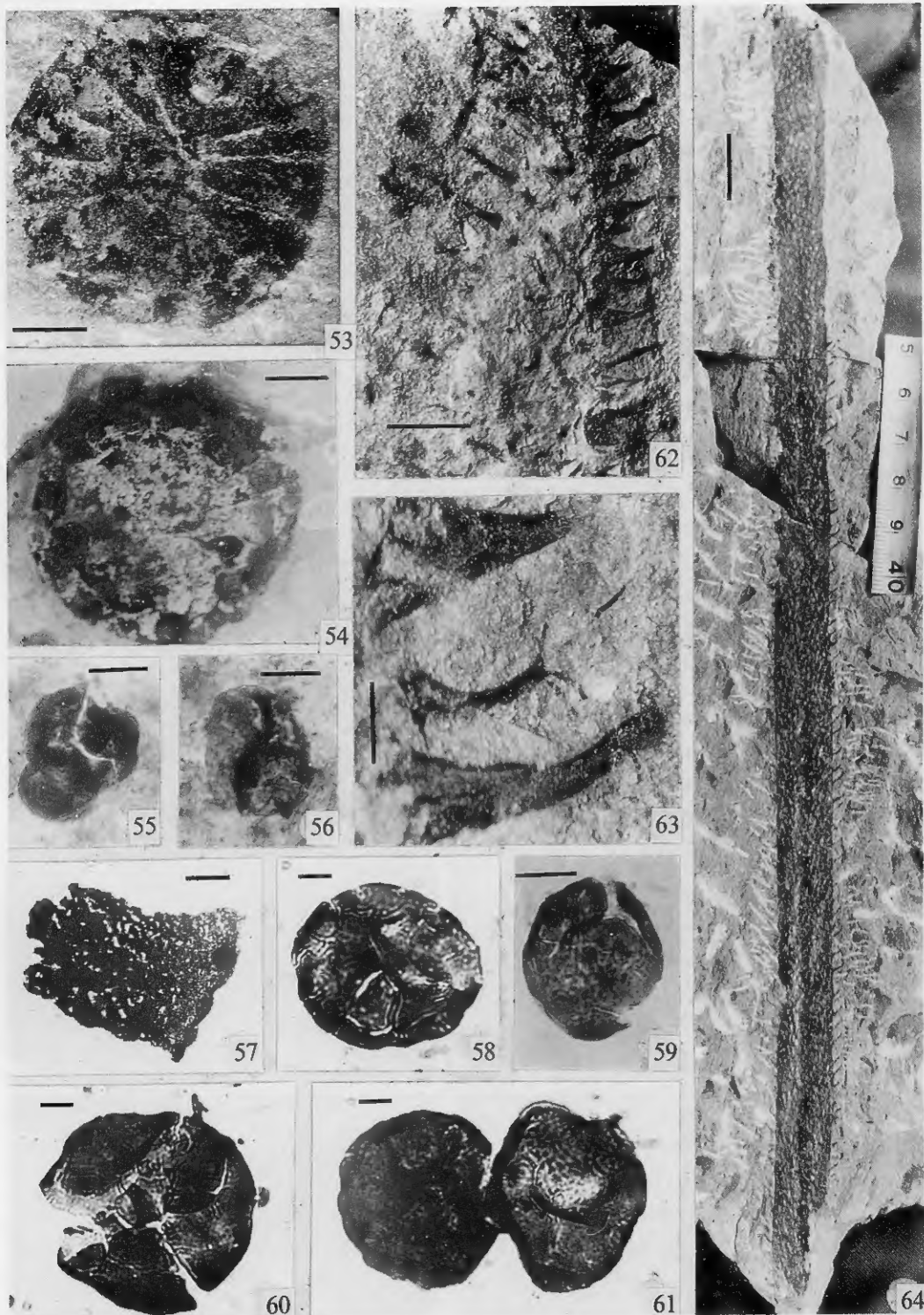
see explanation at the end of text

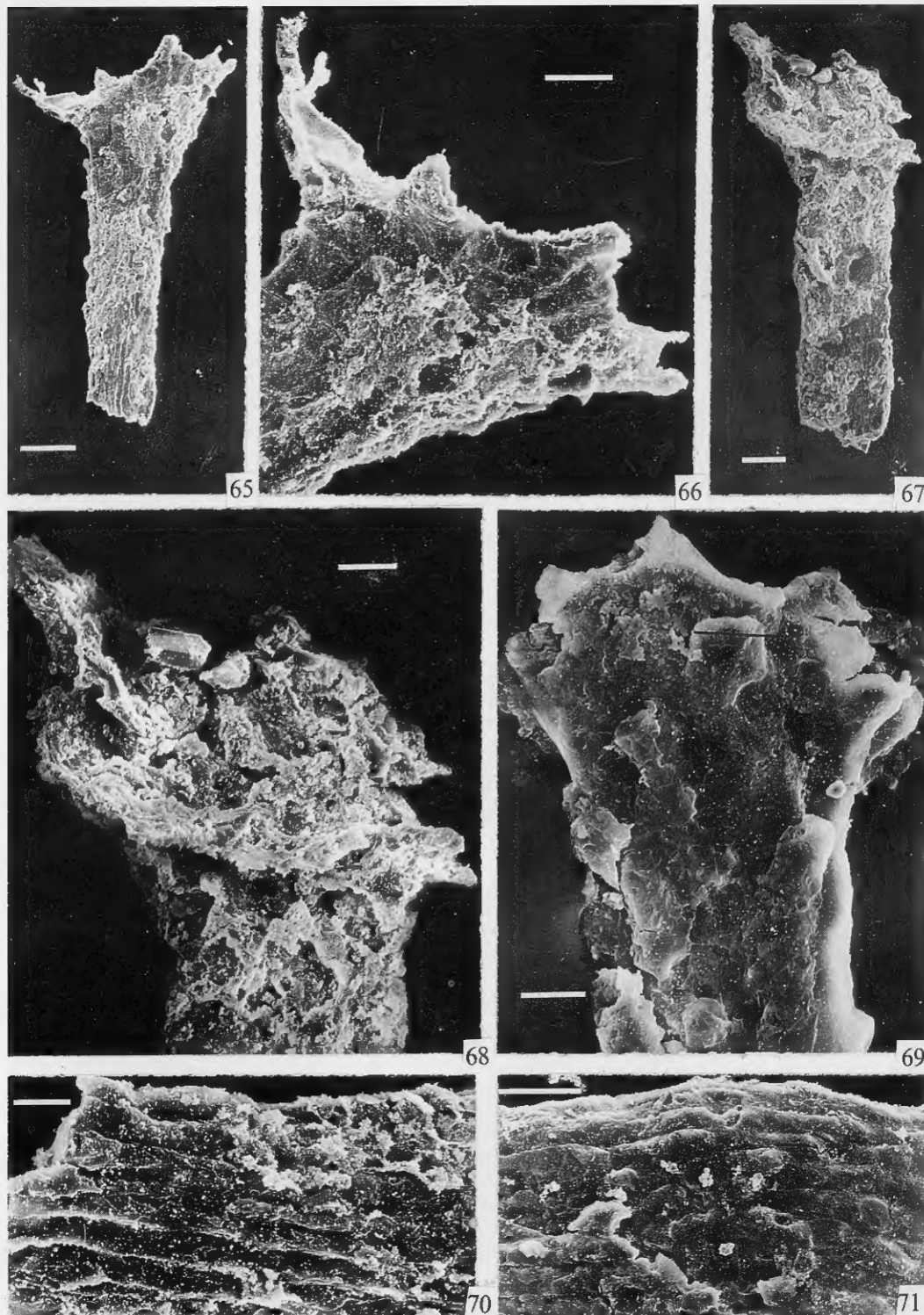












see explanation at the end of text